

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE RÉCENTE DES *CROTON* MALGACHES

par J. LÉANDRI

RÉSUMÉ : La distribution actuelle des fleurs ♀ pétales, des différents types de nervation et d'insertion foliaire et de la ramification dans le genre (1 364 espèces¹; probablement plus de 120 à Madagascar) semble indiquer une origine monophylétique des groupes représentés dans la grande île, avec des ancêtres pourvus de pétales dans les deux sexes, des grappes terminales longues, des feuilles alternes triplic-quinquénervées; l'origine des espèces actuelles pourrait résulter de l'évolution, tantôt simultanée, tantôt séparée de ces caractères.

SUMMARY : The present day distribution of ♀ flowers with petals, of different patterns of venation and arrangement of leaves and of branching among that large genus of *Euphorbiaceae* (1 364 species in the world¹; probably more than 120 in Madagascar) seems to show a monophyletic origin for the genus divisions represented in that large island; the ancestors having probably been provided with ♀ petals, long terminal racemes, and alternate triplic-quintuple nerved leaves; the origin of present day species being the result of, here disunited, there linked evolution of these.

On sait que la plupart des *Croton* n'ont pas de pétales à la fleur femelle. Certaines espèces toutefois présentent des pétales ♀, bien développés ou rudimentaires.

Dans les familles parentes (Malvales, Célastrales, Rutales...), les fleurs sont hermaphrodites et pétales. L'idée se présente naturellement à l'esprit que les *Croton* à pétales ♀ développés sont des espèces qui ont conservé des caractères primitifs.

En effet, de telles espèces existent sur une aire très vaste : non seulement à Madagascar et aux Mascareignes, mais en Afrique continentale et à Socotora, en Amérique méridionale, et jusqu'aux îles Bahamas, au large de la Floride; par contre, elles paraissent peu nombreuses en Asie (*C. Joufra...*) et absentes en Australasie.

En Afrique continentale, région assez proche de Madagascar, il existe plusieurs *Croton* à fleurs ♀ pétales : *C. Mubango*, *C. Welwitschiana*, *C. zambesica*, *C. amabilis*, *C. draconopsis...* sans parler de celles signalées plus récemment.

L'Amérique méridionale, pour sa part, est la région la plus riche en espèces, sinon forcément en groupes très distincts. Au Brésil, il n'y

1. D'après l'Index de Kew (1970, relevé arrêté à 1965). On peut penser que les espèces non encore publiées sont à peu près en même nombre que celles qui doivent tomber en synonymie.

a que peu de *Croton* pourvus de pétales à la fleur ♀ (*C. myrsinites*, *C. sincorensis*, *C. Clausseniana*...), sauf à l'état d'ébauches réduites (*C. urucurana*...) mais il en existe d'autres au Venezuela et en Colombie, sans parler du Mexique, de Costa Rica, des Bahamas et des Antilles (Cuba, Haïti...).

La distribution générale du genre *Croton* est donc celle d'un groupe de plantes tropicales ayant essaimé vers le Nord et vers le Sud à la faveur des déplacements des climats chauds et humides, sans doute depuis la fin du Secondaire.

Il est donc vraisemblable que les ancêtres des *Croton* actuels étaient des arbres de la forêt tropicale humide, et que les espèces qui habitent aujourd'hui des régions sèches ou subtempérées ont évolué à partir des avant-gardes en lièche abandonnées par le recul des climats chauds et humides.

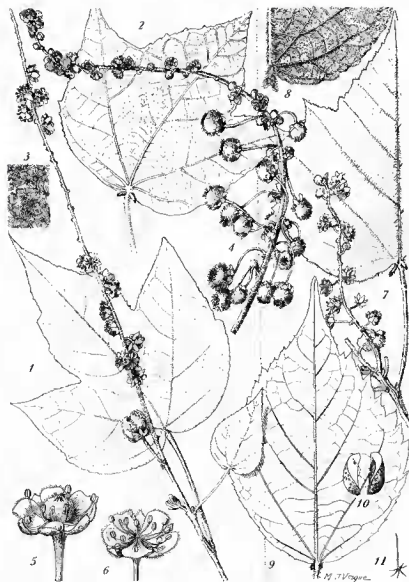
A Madagascar, le groupe à fleurs ♀ pétalées comprend essentiellement des arbres de la partie orientale chaude et humide jusque vers 2000 m d'altitude, à feuilles larges triplinerves et sans vestiture de poils écailleux très différenciés¹. Ailleurs dans le monde, ce sont des plantes de taille ordinairement plus modeste, à feuilles penninerves, en général plus petites, et couvertes d'un revêtement écailleux-métallique. Si ces plantes ont conservé le caractère primitif de la présence de pétales ♀, elles ont donc évolué par d'autres caractères. C'est ainsi qu'une espèce à fleurs ♀ présentant non seulement des pétales, mais aussi des étamines plus ou moins développées, le *C. nudatus* de la baie de Diego Suarez, montre des feuilles opposées, des styles plusieurs fois divisés, des ramilles pseudo-dichotomes, tous caractères qui semblent bien indiquer un état d'évolution très marquée. Rien pour le moment ne permet de penser à une réapparition de caractères disparus depuis longtemps amorçant un nouveau cycle surévolué, ces pétales sont bien pareils à ceux des espèces triplinerves.

NERVATION DE LA FEUILLE.

Nous venons d'exposer quelques présomptions en faveur du caractère archaïque des pétales ♀ des *Croton*. Nous avons vu qu'à Madagascar, à l'exception d'une plante peut-être venue d'Afrique, les espèces qui présentent ce caractère sont des arbres à feuilles tripli-quintuplinerves glanduleuses². Cette nervation existe aussi, en Amérique et ailleurs, chez des espèces à fleurs ♀ pétalées ou apétales mais souvent sans les glandes foliaires-pétiolaires. Il s'agit donc vraisemblablement là aussi

1. Le *C. chrysodaphne* Baill. fait exception : il se rencontre dans l'Ouest, ses feuilles sont oblongues et penninerves; c'est un arbuste ou un petit arbre.

2. A Madagascar, les feuilles des *Croton* présentent toujours des glandes, au moins une interne unique à la partie supérieure du pétiole. En Amérique, beaucoup de *Croton* ont des feuilles dépourvues de glandes, surtout parmi celles à nervures penninerves ou même simplement dont les nervures basilaires sont peu différentes des autres.



Pl. 1. — *Croton malgaches* à fleurs ♀ pétales et à feuilles tripli-quinquénerves. — *C. Goudotii*: 1, ramille fleurie à dominance ♂, avec jeunes feuilles et un bourgeon commençant à croître à l'aisselle de la feuille supérieure (tombée) $\times 2/3$; 2, feuille, face inférieure, avec les deux glandes au sommet du pétiole $\times 2/3$; 3, poils étoilés de la même face $\times 20$; 4, inflorescence à dominance ♀ en jeunes fruits, $\times 2/3$; 5, une fleur ♂ $\times 5$; 6, une fleur ♀. — *C. Tsaratananae*: 7, ramille fleurie avec portion d'une très jeune ramille à l'aisselle d'une des feuilles de la base de l'inflorescence; 8, face inférieure d'une feuille. — Var. *glabra*: 9, une feuille, face inférieure, $\times 2/3$; 10, deux des 6 valves du fruit $\times 2/3$; 11, un poil étoilé $\times 10$.

d'un caractère archaïque conservé chez des plantes qui ont pu évoluer par d'autres caractères. On pourrait rappeler à l'appui de cette vue que certaines espèces (*C. Lundiana*, *C. sincorensis*) (Brésil) ont des cotylédons de forme très large et échancrée à la base, largement arrondie au sommet, ce qui semble indiquer la promesse d'une nervation palmée. Toutefois, les deux espèces citées ont la paire inférieure des nervures des feuilles adultes différente des autres, tandis que les cotylédons d'autres espèces à feuilles plus oblongues sont ovales ou même étroits.

On sait que des feuilles triplinerves profondément lobées se rencontrent aussi bien dans la région africano-malgache (*C. Goudotii*...) qu'en Amérique du Sud (*C. comosa*...).

Dans les séries américaines comme dans les séries africaines et malgaches, il existe des espèces dont les feuilles forment des passages entre les feuilles triplinerves et les feuilles penninerves. Il semble que la différenciation des poils étoilés — formés eux-mêmes par l'association de poils simples rapprochés — en poils écailleux accompagne souvent le passage des feuilles triplinerves aux feuilles penninerves. Il semble aussi que l'évolution de la ramification vers la pseudo-dichotomie suive celle de la nervation triplinne vers la nervation penninne. Toutefois, fausse dichotomie et feuilles triplinerves se rencontrent ensemble chez un certain nombre d'espèces, aussi bien américaines qu'africano-malgaches, ce qui montre que ces deux tendances l'une évolutive l'autre conservatrice ne s'excluent pas formellement et peuvent coexister. Une grande taille des feuilles est souvent aussi un caractère qui accompagne la triplinervation.

EVOLUTION DE LA RAMIFICATION.

Il paraît raisonnable d'admettre que l'inflorescence terminale et la phyllotaxie alterne existaient déjà chez les ancêtres des *Croton* lorsque est apparue la disposition renversée des anthères dans le bouton ♂. En effet, des espèces présentant ces caractères se rencontrent encore sur la presque totalité de l'aire du genre et y sont nombreuses, tandis que par exemple la tendance à présenter des feuilles subopposées et des ramifications en pseudo-dichotomie ne se trouve manifestement à son apogée qu'à Madagascar.

Donc, l'inflorescence des *Croton* est primitivement terminale sur le rameau principal et sur les rameaux latéraux plus petits — certains de ces derniers pouvant ne pas se développer ou ne pas former de fleurs.

Chez les espèces à feuilles alternes et triplinerves, (Pl. 1, fig. 1, 7), on voit la transformation progressive des feuilles à la base de l'inflorescence; et, chez les unes, (fig. 1, 7), le développement du rameau axillaire d'une feuille supérieure pour donner un rameau ordinaire se réalise à côté de la grappe jeune; chez d'autres, ce rameau secondaire ne se développe que plus tard ou, plus souvent, plus bas sur le rameau. Nous aboutissons dans ces der-



Pl. 2. — *Croton malgaches* : a, avec pétales ♀ développés; mais avec gruaies bractées oblongues et nervures passant à la disposition penninerve : *C. bracteata* : 7, sommet de ramille fleurie avec une pousse stérile née à l'aisselle d'une feuille tombée de la base de l'inflorescence, très différente des bractées supérieures × 2/3; 8, grappe jeune avec les grandes bractées déjà développées. — b, Espèces sans pétales ♀ et avec feuilles disposées par paires subopposées ou par verticilles : *C. hovarum* : 1, sommet de ramille fleurie × 2/3; 2, jeune inflorescence avec jeunes rameaux se développant à l'aisselle des feuilles de la base, gr. nat. 3, chat d'une ramille en octobre × 2/3; 4, fleur ♂ × 2; 5, jeune fruit × 4/3; 6, graine; à gauche côté interne avec la petite caroncule. — *C. ivohibeensis* : 9, sommet de ramille avec une inflorescence passée et trois ramilles nouvelles développées à l'aisselle des feuilles de sa base × 2/3; 10, une feuille adulte × 2/3; 11, inflorescence jeune gr. nat.; 12, inflorescence en fruit gr. nat.; 13, les styles divisés 3 fois, vus d'en haut.

niers cas à une ramification sympodiale, ce rameau né sous l'inflorescence continuant l'allongement de la branche.

Chez les *Croton*, l'insertion des feuilles est difficile à préciser, car deux feuilles insérées à peu près sur la même génératrice du cylindre semblent, dans la théorie de l'hélice unique, tantôt être séparées par trois autres feuilles, tantôt par quatre; et, dans le langage de la théorie des hélices multiples, parce que ces hélices font penser à des droites dont l'une pourrait se bifurquer, tandis que deux autres, voisines, pourraient, grâce à un allongement inégal de leurs segments, rapprocher l'une de l'autre leurs insertions foliaires respectives, dans le sens de la hauteur.

Chez les espèces malgaches du groupe du *C. Jennyana*¹, on observe les stades progressifs du raccourcissement à la fois de l'inflorescence et des entre-nœuds supérieurs des ramilles, aboutissant à des fleurs en glomérules et à des feuilles subopposées ou opposées. Il se présente sur le cylindre du rameau un écartement transversal légèrement augmenté des insertions des deux feuilles d'une paire, tandis qu'au contraire leur distance en hauteur diminue. Peut-être cette tendance au groupement de certains organes a-t-elle la même cause profonde que celle qui produit d'autre part et sans lien apparent avec elle l'agrégation d'éléments cellulaires du trichome en poils « étoilés » et « écailleux », chez les espèces du genre.

Les rameaux axillaires de ces feuilles, eux, ne restent pas forcément courts, et la croissance générale de la plante se fait alors par bifurcations (dichasies) ou par verticilles, successifs. Chez certaines espèces, l'inflorescence terminale tombe très tôt, et les fourches simulent, à un regard superficiel, une vraie dichotomie.

Ces termes de la transformation des caractères ne sont pas liés au climat, car on les rencontre aussi bien chez des espèces de l'Est de Madagascar que chez des espèces de l'Ouest. Il s'agit donc très vraisemblablement d'une tendance évolutive, mais qui n'a eu son plein épanouissement qu'à Madagascar. Bien entendu, cette forme de ramification, qui aboutit facilement au développement de plantes en touffes ou en coussins, est appelée à réussir particulièrement sous les climats secs ou arides, et c'est en effet dans les parties de la Grande Ile soumises à de tels climats qu'on trouve le plus d'espèces présentant ce caractère.

BIBLIOGRAPHIE

Voir cette Revue, 9 (4) : 497 (1969).

1. *C. Jennyana*, *nitidula*, *Louveli*, *bifurcata*, *sambiranensis*, *glomerata*, *Emeliae*, *ivoitibeensis*, *ambanivoulensis*, *hovarum*, *Humboldtii*, *Belintae*, *vernicoso*, *lanatorum*, *Thouarsiana*, *Macrobuxus*, *Humbertii*, *cassinoides*, *lapiaxicola*, *incisa*, *Boiviniana*, *Noronhae*, *anisata*.